昆 虫 学 報
第6卷 第1期 1956年3月

蝗卵的研究 II. 蝗卵在孵育時的变化及其意义*

欽俊德 郭 郛 翟啓慧 鄭竺英 沙槎雲 陳德明
(中國科学院昆虫研究所) (北京大学生物系)

一. 引 言

东亞飛蝗† 在卵階段的發育过程有許多地方是和其他种類的昆虫相類似的,但是也有許多地方可作为飛蝗种的特徵[22]。蝗虫是陸棲的昆虫,它們的卵經常在土中孵育,因此在卵的生理和構造上有許多与此种生活習性相適应的特點。和其他昆虫的卵一样,蝗卵是一种有壳卵(cleidoic egg),但含有更为充分的营养物質。它外面的卵包膜是一种複合的構造,对环境起着有效的分隔作用。飛蝗產卵每次自三四十至百餘粒不等,卵粒一般是四个一排地數十个聚集成为卵塊,外圍由母体所分泌的膠囊包住。蝗卵產下以後進行成熟分裂,卵細胞核和精子在卵後端結合[22],这時卵內的大部分充滿着卵黄,在胚胎發育过程中这种物質起着複雜的变化,一方面由氧化而產生維持生命和形态發生中所必需的能量,另一方面被胚胎組織同化來產生新的組織。在適宜的温度中蝗卵進行發育,此時除了和周圍环境進行气体交換外,还需求有足够的水分。蝗卵在土中孵育,土中环境虽然比較穩定,但是温度和水分仍可有很大的变化,秋蝗的卵在越冬時逗留在土中時間長,感受这類变化的机会更多。蝗卵內部物質和能量的演变要求一定的温度和水分条件,在条件不適宜時胚胎的形态發生便告停止,这時蝗卵藉着本身的適应性來度过这种不良的环境情況,等到其回復適宜時繼續發育。蝗卵对环境的適应性有一部分是靠卵包膜、膠囊等構造的保護作用,也有一部分是靠蝗卵或胚胎本身的耐寒力[2]和耐乾力。如果环境情況改变过於劇烈,超越蝗卵所能忍受的範圍,或者恰当保護机構尚未充分長成和已經衰退時,卵的有机体構造便可受到損坏,甚至喪失生命。这方面的現象是生物有机体和环境条件統一的範例,在应用上可用为預測蝗虫發生的根据。

---

* 本文第一部分在本学報第4卷第4期發表。

† 为了命名的統一起見,对於 *Locusta migratoria manilensis* Meyen 在我們的工作中一律称为东亞飛蝗。

關於蝗卵在孵育時的变化曾有許多人做过研究，其中如 Roonwal 对於 *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. 卵的構造及其發育变化的观察[21]，Шумаков 和 Яхимович 对於 *Locusta migratoria migratoria* L. 胚胎發育特徵的观察[3]。除了飛蝗以外，有 Bodine 和 Boell 等關於 *Melanoplus differentialis* Thos. 卵在發育和休眠期間种种生物化学的研究 [6,7,9,10]，Slifer 和 Jahn 等關於同种蝗卵卵膜構造和卵膜滲透性等方面的研究 [13,14,15,27,28]，Salt 關於 *Melanoplus bivittatus* Say 卵在孵育時与水分關係的观察 [24,26]，对於 *Austroicetes cruciata* Sauss 有 Birch 和 Andrewartha 關於卵在不同季節中耐乾能力变化的观察等[4]。这些学者的研究結果是値得我們参考的。但長期生活在不同地區和不同环境中的昆虫，在生物学上的特徵可有不同，他們所用的材料是些非洲、美洲和澳洲的种類，而对於我國沿海一帶的 *Locusta migratoria manilensis* Meyen 尙沒有人仔細做过研究。为要了解这一种類的生物学特性及其与外界环境条件的關係，我們覺得有必要把孵育过程中的变化加以观察。本文敍述从 1953 年以來我們对於飛蝗蝗卵自离母体之後到孵化之間一些变化的观察結果，对於这种变化的意义加以討論。此外略介紹國外对蝗卵研究的情況。

二. 材料和方法

本研究中的材料是由採自洪澤湖和微山湖等蝗區的蝗卵在实驗室中孵育飼养成的飛蝗所產的卵。關於飼养的方法在上篇論文中已經敍述[1]。飛蝗卵產出以後在 30°C 恆温下經 14 天孵化，不同發育期胚胎形态的特徵也已在上文中描述，本研究根据上文所描述的胚胎形态以確定蝗卵的發育期。並且以与前相同的方法準备一定發育期的蝗卵，至於各种測定中所用的方法將分别於各節中說明。

三. 蝗卵孵育時的物理性和化学性变化

(一)蝗卵的吸水及其密度与体積的改变

早在 200 年前已經有人注意到虫卵在產入植物組織中或土中後会从周圍吸收水分 [34]。卵內水分的增加可引起重量和体積的顯著改变，从而降低其密度和比重。例如 *Locusta migratoria migratorioides* 的卵在土中重量可从 6.3 毫克增加到 14 毫克，此時的含水量已从 52% 增加到 82% [21]。蝗卵在孵育中从环境吸取水分的時間可因种類而不同，在 *Melanoplus differentialis* 中，这發生於卵休眠期前和休眠期後的胚胎發育期，而以後者更为顯著。由於吸水的緣故，致使卵重量增加和密度下降，但在休眠期和孵化前的一段時間兩者变化均小[6,8]。*Melanoplus bivittatus* 卵休眠期發生在胚胎轉旋

後，而卵的大量吸取水分發生在休眠期前当胚胎進行反向移動的時候[25]。關於水分怎样進入卵内的問題，曾引起过不少人的注意，根据 Slifer 对 *Melanoplus differentialis* 和 Salt 对 *Melanoplus bivittatus* 卵的研究和观察[25,27]，蝗卵後端具有一定區域作为水分進入卵内的通路。Slifer 称此區域为"水門區"(Hydropyle)。Matthee 观察褐蝗 *Locustana pardalina* 的卵，在後端漿膜表皮上見到具有微細的孔道，从漿膜細胞開始和外面相通。他認为水分是經这些孔道而進入卵内的[17]。根据許多学者的意見，水分進入卵内，除了依靠滲透作用外，卵本身还有主動的趨势向环境攝取水分，例如 *Melanoplus* 卵的代謝作用强度和水分進入的速率有直接的關連[34]。但是我們曾以已死的蝗卵作材料，看到在 30°C 恆温下有的也能大量吸取水分，此點与 Salt 对 *Melanoplus bivittatus* 卵的观察結果相符合[25]。

环境中的游离态水分一旦進入蝗卵以後便和卵内的物質（其中营养物質佔極大部分）起各种形式的結合混和，減少其黏滯度，並且增加物質变化的速度，因此也影响各种生理作用的進行。在 *Melanoplus differentialis* 和 *M. bivittatus* 中如果用膠質封沒卵後端的水門區，虽然温度仍適合於發育，而卵不能大量吸水以致胚胎不能發育和進行轉旋[25,28]。褐蝗卵在潮潤土中可經 2 週孵化，但在乾燥土中停止發育，歷時可在 3 年以上，如果後來水分增加，發育可以繼續[11]。从这些事实可知蝗卵的吸取水分，对於胚胎的正常發育是極为重要的。

本工作中对於飛蝗卵吸水的观察，目的在於確定孵育过程中的卵大量吸水的時間和份量，和因吸水所引起的密度和体積的改变。

取在 30°C 中孵育到一定日期的卵塊，分离其中的卵粒，洗淨後选出發育期相同並且沒有損伤的卵，依 Bodine 等的方法，先用不同濃度的食鹽溶液測定密度[8]，完畢後用清水洗數次，使卵外可能附着的食鹽完全洗去，放在空气中約經 15 分鐘，等外表完全乾燥後秤取其重量。測定密度所用的 12 种不同濃度的食鹽溶液体積各为 500 毫升，分置在 12 帶蓋的玻缸中，配成後用比重瓶和天平測定各溶液的密度三次，並求得其平均值，結果如表 1。把準备好的蝗卵先放在一只以銅紗製成的小籃中，从低濃度按次向高濃度的溶液試探卵的沉浮，以恰能使卵浮起的溶液密度作为卵的密度。以不同濃度食鹽溶液的密度 (D) 分別乘在各該溶液中恰能浮起的相同發育期的卵粒數 (M)，以此發育期蝗卵的總數 (SM) 除此等乘積的和 (SDM) 即得其平均密度 ($\overline{D}$)：

$$\overline{D}=\frac{SDM}{SM}$$

同一發育期蝗卵平均体積的求法是根据下列公式：

$$\text{平均密度}\ (\bar{D})=\frac{\text{平均質量}\ (\bar{M})}{\text{平均体積}\ (\bar{V})}$$

$$\text{即平均体積}\ (\bar{V})=\frac{\text{平均質量}\ (\bar{M})}{\text{平均密度}\ (\bar{D})}$$

而來，同一發育期蝗卵的平均質量($\bar{M}$)是由該發育期所用蝗卵的總數除其總質量而得。

表1 食鹽溶液密度及在30°C恆溫下不同發育期蝗卵密度範圍

食鹽溶液密度		1.121	1.114	1.107	1.101	1.092	1.084	1.077	1.069	1.064	1.056	1.051	1.047
不同發育期蝗卵密度範圍	第1天		—	—									
	第2天		—	—									
	第3天		—	—	—								
	第4天		—	—	—								
	第5天		—	—	—	—	—	—					
	第6天							—	—	—	—	—	
	第7天								—	—	—	—	
	第8天									—	—	—	
	第9天									—	—	—	
	第10天									—	—	—	
	第11天									—	—	—	—
	第12天									—	—	—	—
	第13天									—	—	—	—

食鹽溶液密度測定采用体積为10毫升的Boot氏比重瓶。食鹽溶液在準备時曾經过濾，故不列出其濃度百分比。

在此試驗中共用了2,934个卵粒。同一發育期蝗卵密度及其变遷範圍見表1，其平均密度和平均体積見圖1。从表1中可以看出蝗卵在產後1—2天時密度大而变遷範圍小，当孵育到第3第4天時一部分蝗卵密度降低，而在第5天降低更甚，到第6天以後密度全部改变，远較初產時为小。由此可見蝗卵在孵育初期密度逐漸下降，而在第5天下降最快，以後虽略繼續下降，但是变化不大。造成密度下降的原因从下面的試

驗中可以看出是卵內水分增加之故，因此可以知道在 30°C 恆溫孵育下大量吸收水分是發生在第 5 天。在上篇論文中我們已經指出在野外越冬的蝗卵胚胎發育期極大部分为 IX、X、XI，相当於在 30°C 恆溫發育至第 6 天的時期[1]，这時蝗卵如果是在含有足够水分的土壤中，必定已經大量吸水完畢。

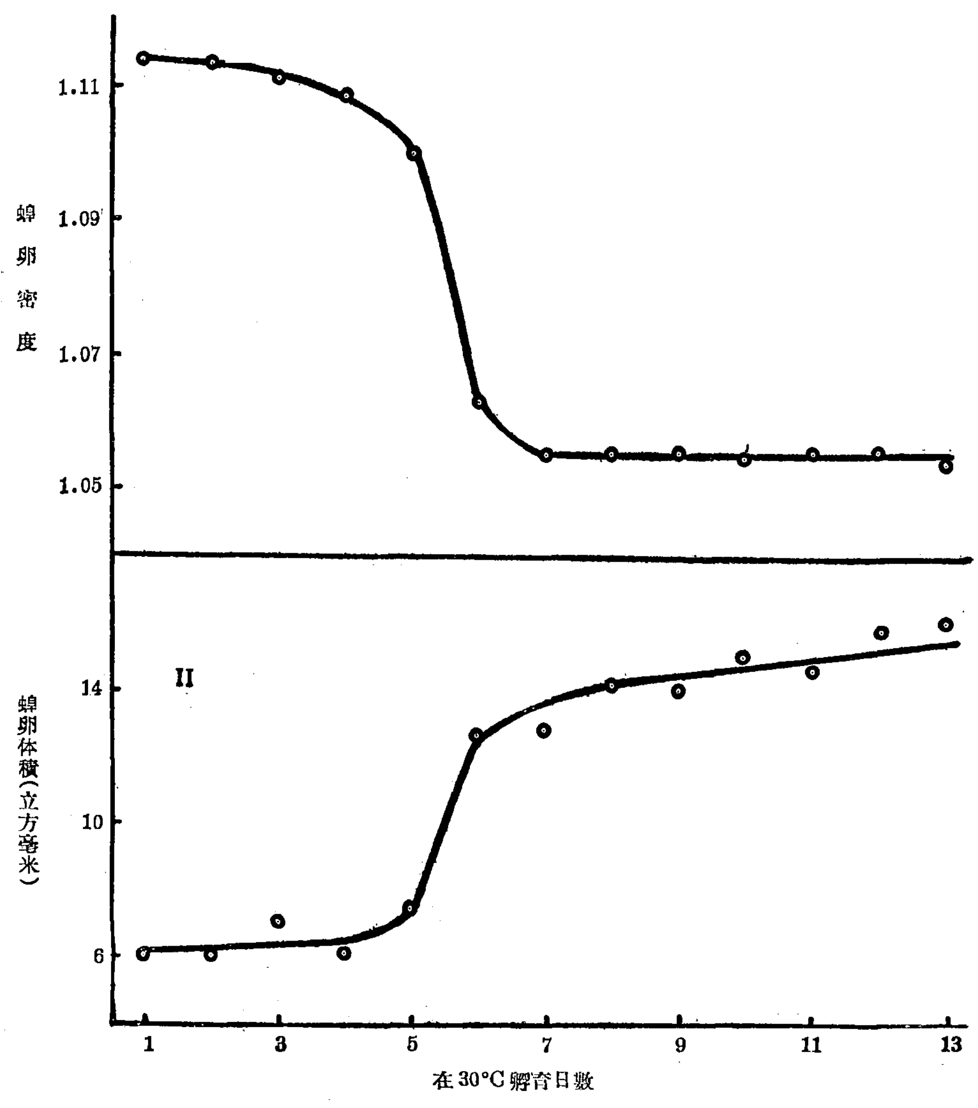


圖 1　飛蝗卵在孵育時密度和体積的变化
I. 密度的变化；　II. 体積的变化

蝗卵体積在第 5 天与第 6 天之間改变最大(圖 1, II)，初產卵約为 6 立方毫米，孵育至第 6 天成为 13 立方毫米，以後並繼續增加，超过初產時的一倍以上，这种改变，就是在蝗卵的外形上也極易識別。根据 Roonwal 观察非洲飛蝗 *Locusta migratoria*

migratorioides 卵在孵育時長寬改变的結果，可知当胚胎發育到一半時較初產時長的增加为 1.22 倍，寬的增加为 1.54 倍，胚胎完全發育的卵較初產卵長的增加为 1.38 倍，寬的增加为 1.69 倍[21]。我們曾測量少數 *Locusta migratoria manilensis* 卵在孵育時長寬的改变，結果列为表 2。和 *Locusta migratoria migratorioides* 比較時可以看出这兩种蝗虫的卵在初產時大小近似，但在孵育过程中長和寬的改变並不相同，*L. migratoria manilensis* 的卵在 30°C 孵育到第 6 天時較初產時長的增加为 1.07—1.10 倍，寬的增加为 1.31—1.40 倍；孵育到第 13 天時較初產卵長的增加为 1.11—1.18 倍，寬的增加为 1.34—1.47 倍，所以長和寬的增加較非洲飛蝗为小。在我們的試驗中，蝗卵是放在潮濕的濾紙上孵育的，因此它們是处於有充分水分的环境中。由於所用的卵粒为數不多，这兩种飛蝗在此方面的差異的重要性尚不能確定。蝗卵在孵育時体積改变既然如此巨大，所以在卵塊的構造上必有充分的空間以容其膨脹，这主要是由膠囊中所含的空泡來供給的。

表2 兩种飛蝗蝗卵在孵育時長寬改变的比較

种類		*Locusta migratoria manilensis*			*L. migratoria migratorioides**
卵塊		1	2	3	(未說明)
初產卵	平均長(毫米)	5.49 35†	6.00 23	5.72 11	5.68 76
	平均寬(毫米)	1.19 35	1.20 23	1.10 11	1.18 76
"半發育"卵(在 *L. manilensis* 相当於在 30°C 中發育到6天)	平均長(毫米)	6.01 26	6.84 25	6.12 25	6.92 78
	平均寬(毫米)	1.56 26	1.68 25	1.49 25	1.82 78
	長度增加倍數	1.10	1.14	1.07	1.22
	寬度增加倍數	1.31	1.40	1.36	1.54
"全發育"卵(在 *L. manilensis* 相当於在 30°C 中發育13天)	平均長(毫米)	6.27 22	7.07 34	6.35 22	7.85 68
	平均寬(毫米)	1.59 22	1.71 34	1.62 22	1.99 68
	長度增加倍數	1.14	1.18	1.11	1.38
	寬度增加倍數	1.34	1.43	1.47	1.69

* 根据 Roonwal [21] 的观察結果。

† 此數字係指所用卵粒數。

測定蝗卵吸水量和重量的方法如下：取一定發育期的卵粒，先放在空气中使卵外表乾燥，再用天平秤取同一發育期卵的重量(W)，此为其新鮮重量。然後以 10 粒卵为一組(大部分如此)分別放入已知重量的坩堝中，在 90—95°C 的烤箱中烤 2—13 小時，取出後放在盛着 $CaCl_2$ 的乾燥器中使冷却，秤取其重量，如此重複數次，至蝗卵与坩堝的

重量不再改变時为止。如此求得的蝗卵重量即为其乾重量(W')。以第一次秤得的新鮮重量減去乾重量($W-W'$)即得該組蝗卵的含水量(H)。以新鮮重量除含水量乘 100 $\left(\frac{H}{W}\times 100\right)$即得含水百分率。每一發育期蝗卵的平均新鮮重量和乾重量均以該發育期所用蝗卵總數除其總的新鮮重量和乾重量而得。

我們測定了 8,120 个不同發育期蝗卵的含水量，結果如圖 2 所示。由此可見蝗卵在孵育初期的新鮮重量和含水百分率在逐漸增加，但以第 4 与第 6 天之間的增加最快，以後虽仍有增加，但变化不大。在初產的卵中，新鮮重量平均为 7 毫克左右，含水百分率为 50% 左右。孵育到第 6 天時新鮮重量平均为 13.5 毫克，含水百分率为 74%。在胚胎發育完畢接近孵化時，前者为 15.0 毫克左右，後者增至 80% 左右。由此可見蝗卵在孵育時的吸水作用，在 *Locusta migratoria manilensis* 和 *Locusta migratoria migratoria*[2] 及 *Locusta migratoria migratorioides* 最後的結果相近似，但以前者較小而已。卵的平

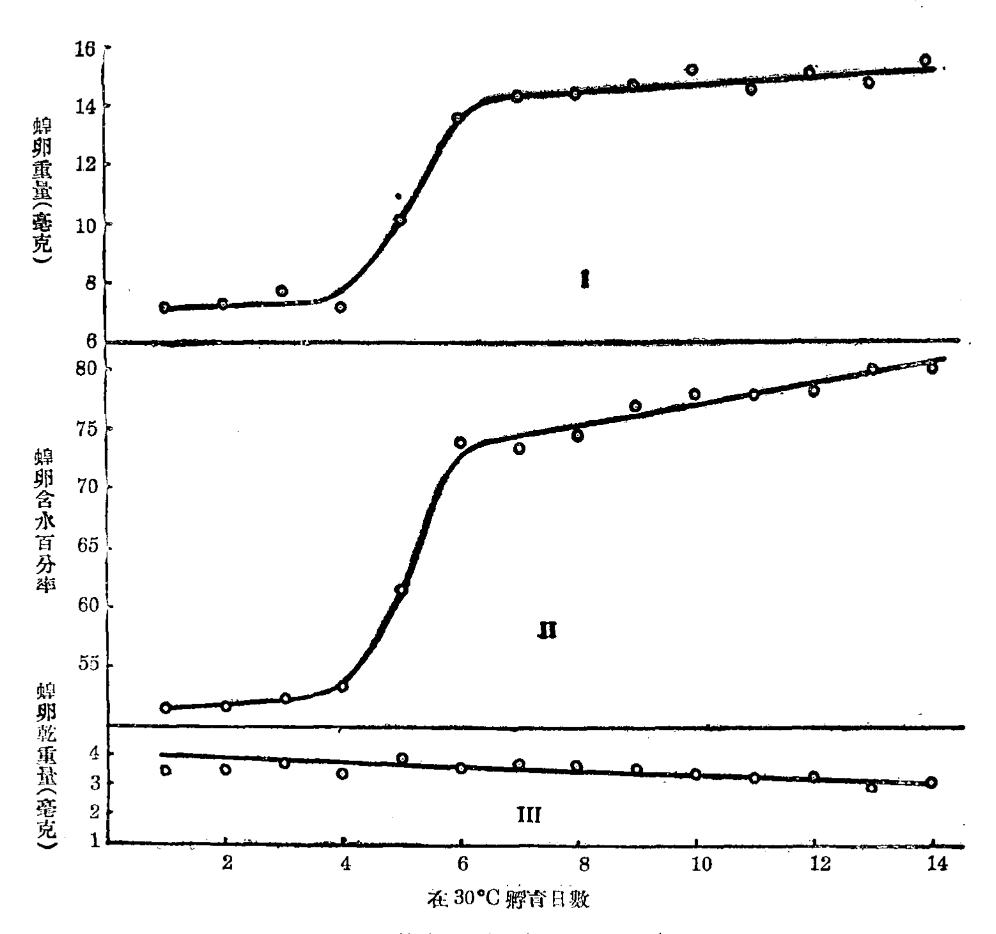


圖 2　飛蝗卵在孵育時重量与含水百分率的变化

I. 卵重量；　II. 卵含水百分率；　III. 卵乾重量

均乾重量在孵育中一般是下降的(圖 2, III)。由於所用蝗卵的大小有很大的个体差異,因而乾重量的变化範圍也大,但从圖中可以看出其值是在 15—20% 之間。

不同卵塊卵的体積和重量可有相当大的差異,卽使同一卵塊的卵粒也有不同。圖 3 表示在30°C孵育到第3天、第5天、第7天和第10天時同一卵塊中卵粒重量的差異。由此可見孵育日數多的变遷範圍大,此暗示着同一卵塊卵粒在孵育中吸水的情形可有不同。圖 4 具体証明了这情況:圖中表示 5 个卵粒重量增加的趨势,一般是在孵育初期比較緩慢,第 5 天最为迅速,到第 7 天以後有的增加很少(II、IV),有的稍有增加(I、III),

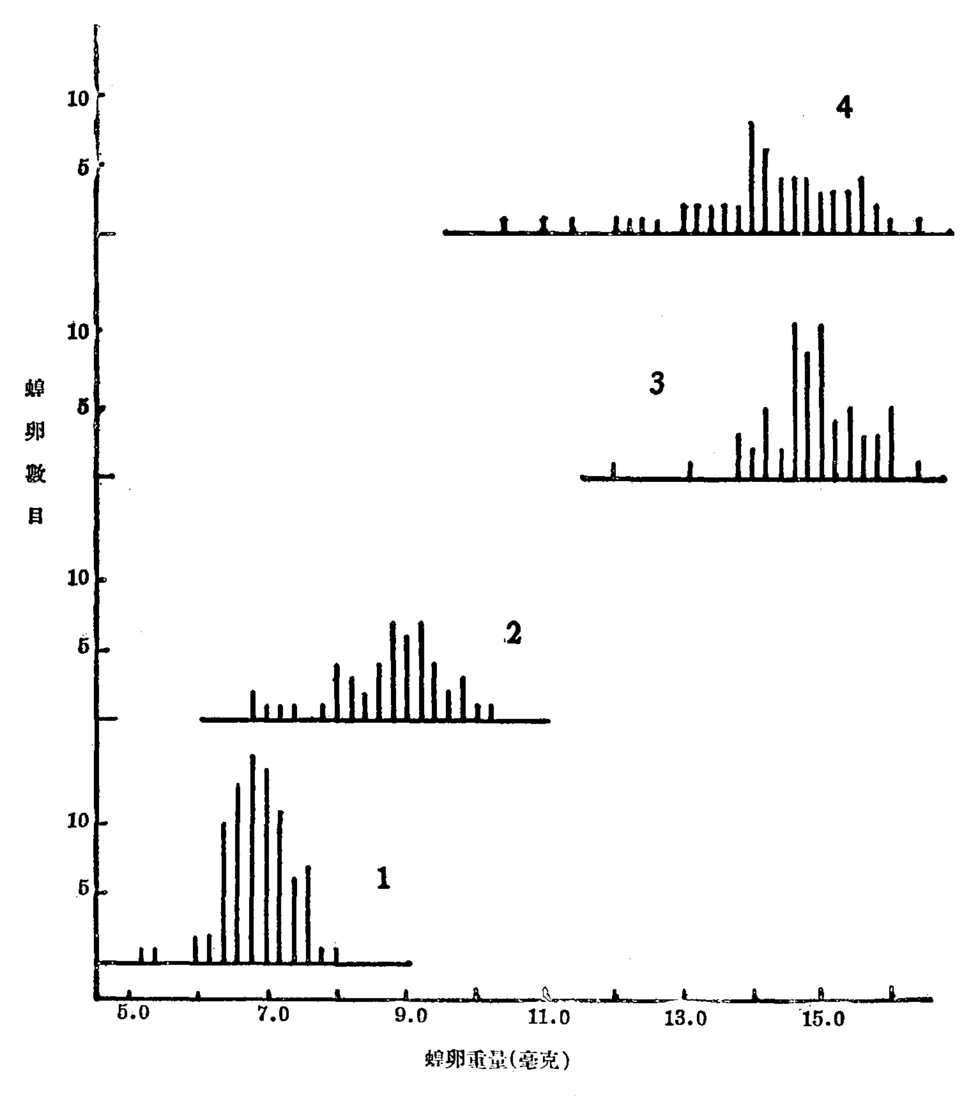


圖 3 同一卵种中卵粒重量的差異

1. 在 30°C 孵育至第 3 天; 2. 孵育至第 5 天; 3. 孵育至第 7 天; 4. 孵育至第 10 天

有的仍可大量增加 (V)。卵粒个体的差異固然影响吸水的情况，但在自然环境土壤中的含水量是影响最大因素之一。

(二)营养物質的消耗和变化

蝗卵中的营养物質主要包括醣類、蛋白質和脂肪。在胚胎的發育过程中，其中一部分是因氧化產生能量而被消耗，另一部分經过複雜的变化（其間或產生能量或吸收能量）而形成胚胎的各种組織和器官。被氧化的一部分大体上可从蝗卵在孵育時乾重量降低的數字上顯示出來[1)]，例如 *Locusta migratoria migratoria* 的卵粒从休眠結束到胚胎長成時乾重量降低 17.1% [5]，*Locusta migratoria migratorioides* 的卵从初產到胚胎發育完成時乾重量減少 20% [21]。在我們的試驗中，上面已經說过此數在 15% 到 20% 之間。

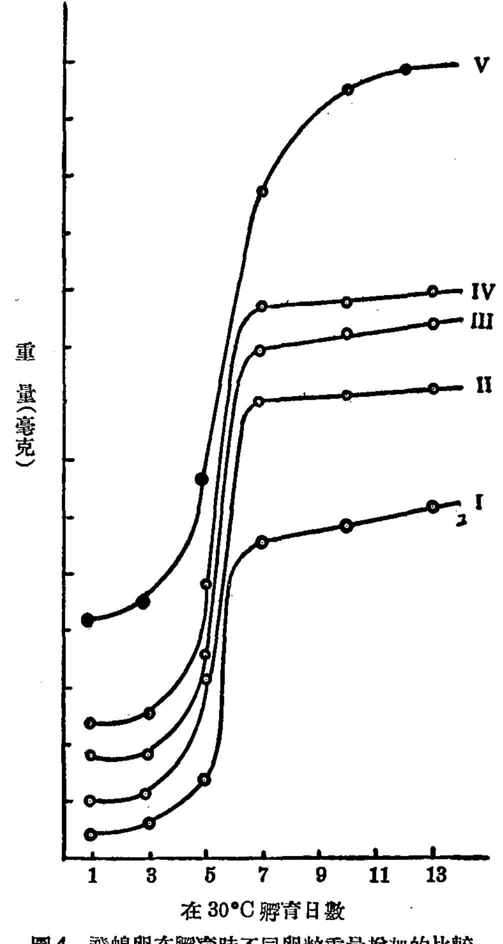


圖 4　飛蝗卵在孵育時不同卵粒重量增加的比較

胚胎在發育过程中营养物質的消耗，先为醣類，蛋白質和脂肪繼之 [18]。Boell 測定 *Melanoplus differentialis* 卵在 25°C 恆温孵育時呼吸商的改变，發現第 1 天其值約为 1.0，以後下降，平均为 0.71，証明醣類在胚胎發育初期被消耗着[10]。Hill 和 Bodine 等对於 *Melanoplus* 卵在孵育時醣類含量改变的研究中也証明僅在孵育最初數天中醣類是能量的重要來源[9,12]。有些昆虫卵在孵育時肝醣的減少最为顯著，例如在蚕卵从開始時的 1.2 克%下降为 0.05 克%，幾乎全部用尽[30]。根据多數学者的意見[12,30]，幾丁質是由肝醣轉变而成，蝗卵的漿膜表皮完全形成時其中的幾丁質含量可佔乾重量的 1.5—2.0%（見 55 頁），由此可見飛蝗卵在孵育時肝醣的消耗甚多。日本金龜子（*Popillia japonica* Newman）的卵在孵育時（温度为 30°C）葡萄糖含量逐漸增加，初產卵的平均含量为 0.002 毫克，到第 3 天每卵平均为 0.0074 毫克，以後略有增減，直到孵化[23]。*Melanoplus* 卵在孵育時各种醣類的相互

1）这僅是一般而言，其实有許多物質可因氧和水的加入分子結構中而重量增加。

轉变是可能的,但尙不能証明卵中的脂肪可以变为醣類[12]。

蝗卵中氮化物代謝作用的最後產物主要是尿酸，这在許多昆虫的幼虫和成虫期也如此,可以作为長期过慣陸地生活的動物代謝作用中的特點之一[7,19]。飛蝗卵在30°C孵育到第6天，或在野外發育到越冬階段，可以在腹部看到積存的尿酸晶体[1]。*Melanoplus* 的初產卵每卵的尿酸含量为0.0004毫克，到孵化時增至0.005毫克，此時估計6.6%的蛋白質已被用去[7]。

脂肪是蝗卵在孵育時能量的主要來源。*Melanoplus differentialis* 初產卵的脂肪酸含量为每卵0.352毫克,佔新鮮重量的9%—12%,也卽佔乾重量的17%—22%。在孵育过程中(25°C)最初二週脂肪酸含量的減少較慢,以後逐漸加速,到第四週初每卵平均至少減少0.04毫克,第四週以後減少又小,在幼蝻孵化時54.3%脂肪酸被耗去[26]。

在本工作中以下面的方法測定蝗卵中脂肪類物質的含量:以初產卵、在30°C孵育到第6天、第10天和第14天的卵依測定含水量的方法分别以100粒为一組洗淨烤乾,求得其乾重量,在濾紙上稍加压碎後卽用該濾紙包好，放在Soxhlet脂肪抽出器(瓶容量为150 cc)，用乙醚在溫度为60°C左右的水浴上抽提18—24小時。以後取出放在90°C烤箱中俟乙醚完全蒸發後求得其重量。以瓶和抽出物的總重減去瓶重卽得脂肪類物質的重量。

每一發育期用蝗卵500粒，所得結果列为表3。由此可見飛蝗卵中脂肪類物質含量在初產卵、孵育至第6天、第10天和第14天卵按次为乾重量的22.37%、19.91%、19.80%和15.74%。每卵中脂肪類物質的含量按次为0.78毫克、0.70毫克、0.65毫克和0.47毫克。这表明在將行孵化的蝗卵中脂肪類物質含量与初產卵比較時已減少到60%左右,这也就是其中的40%已被耗去。由此可見脂肪確是卵在發育時能量的主要來源,並可看出孵育到第10天和第14天之間,脂肪的減少更为顯著。

(三)呼吸量的变化

上面已經講过蝗卵在胚胎發育時必須把一部分营养物質氧化產生能量以維持生命和完成形态發生，在進行氧化作用時，圍繞蝗卵的环境中的氧逐漸滲入卵中而被用去，因氧化而形成的二氧化碳又藉着擴散作用从卵向外排出。孵育時呼吸量的改变和蝗卵是否在休眠期以及溫度对於胚胎發育影响中种的特徵均有密切的關係。Bodine 測定 *Melanoplus differentialis* 卵在孵育時的呼吸变化[6],見到在最初呼吸量逐漸增加,至休眠期前到達一高峯，休眠開始後呼吸量逐漸下降到某一程度，以後幾乎維持不变,直到休眠結束。在胚胎繼續發育時呼吸量再行上升，直到幼蝻孵化。*Romalea microptera* 的卵是沒有休眠期的,常能在較高的溫度中不停地發育直至孵化,因此呼吸量的改变也

表 3　在 30°C 恆溫孵育時不同發育期蝗卵脂肪類物質含量

孵育天數	組別	蝗卵數目	蝗卵乾重量（毫克）	脂肪類物質重（毫克）	脂肪類物質含量 %	脂肪類物質含量平均 %	每卵中平均脂肪含量（毫克）
1 天	1	100	290.9	50.9	17.49	22.37	0.78
	2	100	346.6	82.7	23.86		
	3	100	356.9	88.3	24.74		
	4	100	354.6	85.4	24.08		
	5	100	373.2	81.0	21.70		
6 天	1	100	371.7	73.8	19.84	19.91	0.70
	2	100	369.6	66.8	18.07		
	3	100	358.0	79.2	22.12		
	4	100	321.8	69.3	21.54		
	5	100	326.3	58.7	17.99		
10 天	1	100	324.0	56.9	17.56	19.80	0.65
	2	100	328.5	68.9	20.97		
	3	100	324.4	77.4	23.86		
	4	100	326.5	64.3	19.69		
	5	100	340.0	57.5	16.91		
14 天	1	100	303.8	45.4	14.94	15.74	0.47
	2	100	329.5	38.8	11.80		
	3	100	296.9	55.5	18.69		
	4	100	312.0	48.5	15.54		
	5	100	271.3	48.1	17.73		

和 *M. differentialis* 的不同：它在孵育初期逐漸增加，到達某一階段迅速增加以至孵化，其間無下降的情形。在本工作中取在 30°C 孵育到一定日期的卵塊，用鑷子分散其中的卵粒，洗淨後把無損伤的卵粒放在鋪潮潤濾紙的培养皿中，仍放在 30°C 恆溫孵育，約經 12 小時後用 Warburg 气压計測定其呼吸量。同卵塊的一部分卵粒則在測定前用甲醛溶液固定，以备後來檢查其胚胎發育期。已測定的卵粒或不再行測定，或在測定後仍放在培养皿中在 30°C 孵育，每隔一天測定一次（此种測定均以初產的卵塊为開始）。在測定中以 10 粒卵（孵育 3 天以後的）或 20 粒卵（孵育 3 天以前的）为一組，分別放在气压計的玻瓶中，加蒸餾水 0.1 毫升或 0.2 毫升。先以玻瓶部分在恆溫水浴（溫度为 30°±0.05°C）中振搖 30 分鐘，使瓶內外溫度一致，然後調節气压計內液面至零點，緊閉檢压

管，記下讀數。以後在水浴中振搖，每隔 30 分鐘記錄一次，每次測定共記錄 5 次，以其平均值乘气压計常數得耗氧量，以此再合算成每卵的耗氧率。

共測定了 5,950 粒不同發育期的蝗卵在 30°C 時的耗氧量，結果如表 4 和圖 5 所示。从表 4 可以見到發育已完成蝗卵的耗氧率平均每卵为 5.91 立方毫米/小時，幾乎为孵育 1 天的 25 倍。同一發育的蝗卵个体差異可以很大。圖 5 中三根曲線：(1) 根据不同發育期的不同卵粒的耗氧率繪成，同一發育期的蝗卵由隨机取样而來，不同發育期的卵粒並不屬於同一卵塊。由於不同卵塊个体差異較大之故，此曲線在表示耗氧率隨發育期而增加時並不很整齐的；(2)代表相同卵粒在不同發育期連續測定的結果，与(1)虽略有不同，但相差並不十分巨大，此曲線或許更能表示不同發育期蝗卵耗氧率改变的眞实情況；(3)是綜合(1)和(2)的結果。此三根曲線虽在某些點上略有不同，但在表示蝗卵耗氧率因發育期的改变而增加的趨势是一致的。其中的特點在於：第一、在孵育 3 天以前的蝗卵的耗氧率一般是逐漸增加，到第 4 第 5 天時增加迅速，因此曲線在此处的坡度也最大。以後陸續增加，到孵化前數天增加又較快。第二、飛蝗蝗卵無休眠期，

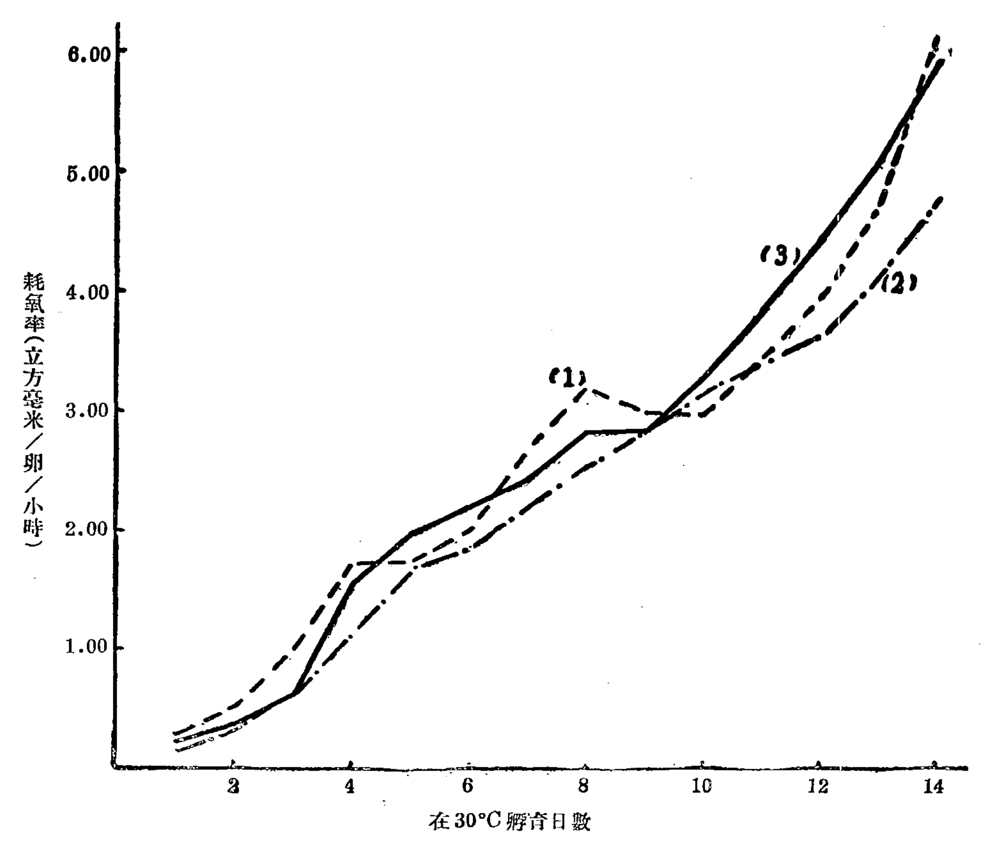


圖 5 飛蝗卵在孵育時耗氧率的改变

表 4　在 30°C 孵育時不同發育期蝗卵的呼吸量

孵育日數	所測定卵總數	耗氧率範圍(立方毫米/小時/卵)	平均耗氧率(立方毫米/小時/卵)
1	560	0.10—0.41	0.24
2	630	0.25—0.57	0.39
3	580	0.56—1.02	0.63
4	470	1.06—1.79	1.56
5	420	1.69—2.62	1.96
6	470	1.57—2.53	2.18
7	260	1.73—2.81	2.44
8	460	1.84—4.00	2.82
9	270	2.31—3.78	2.83
10	610	2.42—4.74	3.29
11	320	3.26—4.93	3.85
12	470	3.28—5.55	4.44
13	210	4.31—6.82	5.06
14	220	5.28—6.18	5.91

因此耗氧率变化的情形与 Bodine 測定 *Melanoplus differentialis* 卵的結果为兩个類型。飛蝗卵在孵育時耗氧率一直是在增加着，似乎和 *Romalea microptera* 卵的情形類似，但飛蝗卵在 30°C 孵育到第 4 天和第 5 天時耗氧率迅速增加，而後者的迅速增加時期較晚[6]。

四. 蝗卵孵育時卵包膜的改变

(一)卵壳的性質及其在孵育期中的变化

昆虫的卵包膜常可以分成若干層次，其複雜程度因昆虫的种類而不同。在蝗類中，卵包膜的構造可以分成以下數部分：

1. 卵壳——主要由卵巢中的卵泡細胞分泌而成，分为外層和內層。

2. 卵黃膜——为卵細胞的細胞膜。

3. 漿膜——由漿膜細胞所組成。

4. 漿膜表皮——由漿膜細胞分泌而成，在外面为較薄的黃表皮，在裏面为較厚的白表皮。

根据 Snodgrass，卵壳(chorion)一詞是指卵包膜最外面由卵巢中卵泡細胞所分泌

的部分[29]。但是 Beament 以为还应当包括卵母細胞或合子所產生的部分[5]。卵壳的成分主要是蛋白質,但在最內層可以含有一層很薄的蠟質。此外常含有多酚類物質,可使蛋白質部分鞣化。由於卵泡細胞分期分泌活動的結果,卵壳常是分層的,例如半翅目 *Rhodnius* 的卵壳分为外卵壳和內卵壳兩層,前者由卵泡細胞在第二次活動期所分泌,後者在第一次活動期所分泌[5]。

Roonwal[21] 观察非洲飛蝗的卵壳,見其可分成內外兩層,內層較薄,以酸性品紅(acid fuchsin)可染成深紅色,並且是由性質均匀,折光强的物質所組成。外層較厚,但看來質較鬆,酸性品紅染色甚淺。根据 Salt 和 Slifer 对 *Melanoplus bivittatus* 和 *M. differentialis* 卵的观察[25,27],卵壳也分成兩層,外層質較密,有某种程度的嫌水性,但由於卵後端有水門區存在的緣故,这層阻擋水分進出的作用不大。內層質較鬆,在切片中可看出含有微細的顆粒。此層內面光滑而含有蠟質,在孵育初期的蝗卵主要是靠这層來防止水分蒸發的。*M. differentialis* 的初產卵的卵壳外層还有一層粘膜性質的薄層,在孵育時此層逐漸消失。

曾經在野外仔細观察过越冬蝗卵的人都会知道蝗卵的外層,也就是这裏所說的卵壳部分,具有这样的特性:当蝗卵濕潤時这部分帶棕褐色,性質軟韌,如果蝗卵暴露在空气中变乾,卵壳就变为灰白色,並可有裂縫,此時便易於剝除。卵壳裂開或被剝除的卵因在卵壳下还有一層漿膜表皮來司保護作用,故仍能孵出幼蝻。由此可見在孵育後期卵壳並不是重要的保護机構。但在孵育初期的蝗卵,例如在 30°C 孵育 3 天以前的,漿膜表皮尙未形成,这時的卵包膜主要是由卵壳和卵黄膜組成(見圖版 1,1),卵壳的保護作用極为顯著。我們在上文中曾說起在 30°C 孵育 1 天和 2 天的蝗卵在观察胚胎外形時不宜用次氯酸鈉溶液处理,这是因卵壳被溶去後只剩下卵黄膜,後者極薄,卵粒易於破損。在这時卵壳的性質也有不同,它們虽經乾燥仍不致發生裂縫。在蝗卵的孵育期間,卵壳的厚薄是沒有变化的(見圖 7 甲)。

剛產下的蝗卵顏色淺黄,包圍在卵塊外面的膠囊和充滿在卵塊內的膠沫係由雌蝗生殖系統中的附腺所分泌,此時幾乎为白色。在土中經过 1、2 小時(溫度为 25°C 左右)卵粒和膠沫顏色逐漸变深,膠沫此時帶紅棕色,卵粒成为不同程度的棕黄色,時間愈長顏色愈深,最後成为棕褐色。此种顏色的暗化作用是因卵壳蛋白質鞣化的結果。初產的卵粒在水中冲洗之後暗化可以受到相当的阻碍。如果和某些化学物質相遇,例如石碳酸(1/1000 濃度的石碳酸能阻止黴菌的生長,但对卵的孵化無碍)、石膏等,卵壳顏色可以变成極深。

(二)卵黄膜的变化

蝗卵中的卵黄膜最早是在 1887 年由 Korschelt 以 *Gomphocerus dorsatus* 为材料观察过，並且認为它是一層無特殊構造的薄膜[16]。但在以後有些学者曾把漿膜表皮或卵壳內層誤認为卵黄膜[21,33]，原因是在於在有些蝗虫的卵中此層难於認出[27]。上面已經講到在 30°C 孵育 3 天以內的飛蝗蝗卵在卵壳被次氯酸鈉溶去後可以看到这層極薄的卵黄膜，这在我們的切片中也可看出。在 25°C 孵育到第 3 第 4 天的 *Melanoplus bivittatus* 卵中卵黄膜是在卵壳下僅可見到的薄膜，後來在此薄膜下的漿膜層和漿膜表皮先後形成，卵粒也因吸水而膨脹，此時若用次氯酸鈉溶液溶去卵壳，卵黄膜極易破裂，它僅与漿膜表皮密切結合。在此温度孵育到第 11 天和 12 天時，漿膜表皮已發生，当卵壳溶去後卵黄膜較易与漿膜表皮分离，在水中分离更易[25]。

(三)漿膜層的变化

飛蝗蝗卵在 30°C 中孵育到第 3 天左右，外胚部分已完成了漿膜層的構造。这是由一層扁而大的細胞所組成，細胞之間的膜不明顯。在卵後端的漿膜細胞比較高，而且排列緊密，这就形成了所謂"水門區"的細胞羣。漿膜細胞向外分泌含有幾丁質的漿膜表皮。在第一篇論文中，我們已經指出胚胎在轉旋之前卵後端由漿膜包圍着的卵黄部分和漿膜表皮逐漸脱离，其間充滿着一种無色的液体。这种变化發生在 30°C 孵育到第 6 天的卵中。後端漿膜層和漿膜表皮脱离是圍繞"水門區"的細胞羣而進行的（見圖版 I,4），因此在"水門區"与胚胎头部之間形成了以漿膜層包含着卵黄的柱狀体，此柱狀体逐漸变細，最後与"水門區"細胞羣分開。与此变化伴行的是羊膜在胚胎前端部分破裂，並和漿膜細胞在胚胎的腹面重新結合，这样使胚胎進入卵後端的無色液体部分之中（圖版 I,4）。从蝗卵切片中可以見到漿膜細胞的核与核之間相隔較远，所以能互相靠攏而形成漿膜的收縮，在胚胎轉旋後，漿膜在胚胎背前方形成"背器官"，最後被胚胎吸收。

Slifer 在她对 *Melanoplus differentialis* 卵卵包膜的研究中曾指出在卵後端的水門區細胞先向外分泌一層較厚的黄表皮，其中含有微細的紋理，性質和其他地方的黄表皮不同。後來又在黄表皮裏面分泌一層較薄的白表皮，性質和其他地方的白表皮一样。總起來在卵後端的漿膜表皮較其他地方为薄[28]，Slifer 和 Salt 以膠質封沒 *Melanoplus* 卵後端，观察其吸水情况，虽然証明了水門區是水分進入蝗卵的主要通路，但是水門區細胞在吸水時起何种作用尚未確定，它們的功能似乎主要在於分泌和其他部分不同的漿膜表皮。在 30°C 孵育 4 天的飛蝗卵水門細胞已形成，就它們細胞核的大小來看，在第 5 天最飽滿（圖 6，1、2）。自第 6 天末開始，它們和漿膜分离，形成保留在卵後端的"孤島"細胞羣，从第 8 天起可看到部分的細胞核已在退化（圖 6，5），在第 10 天以後退化更为顯著（圖 6，8、9）。

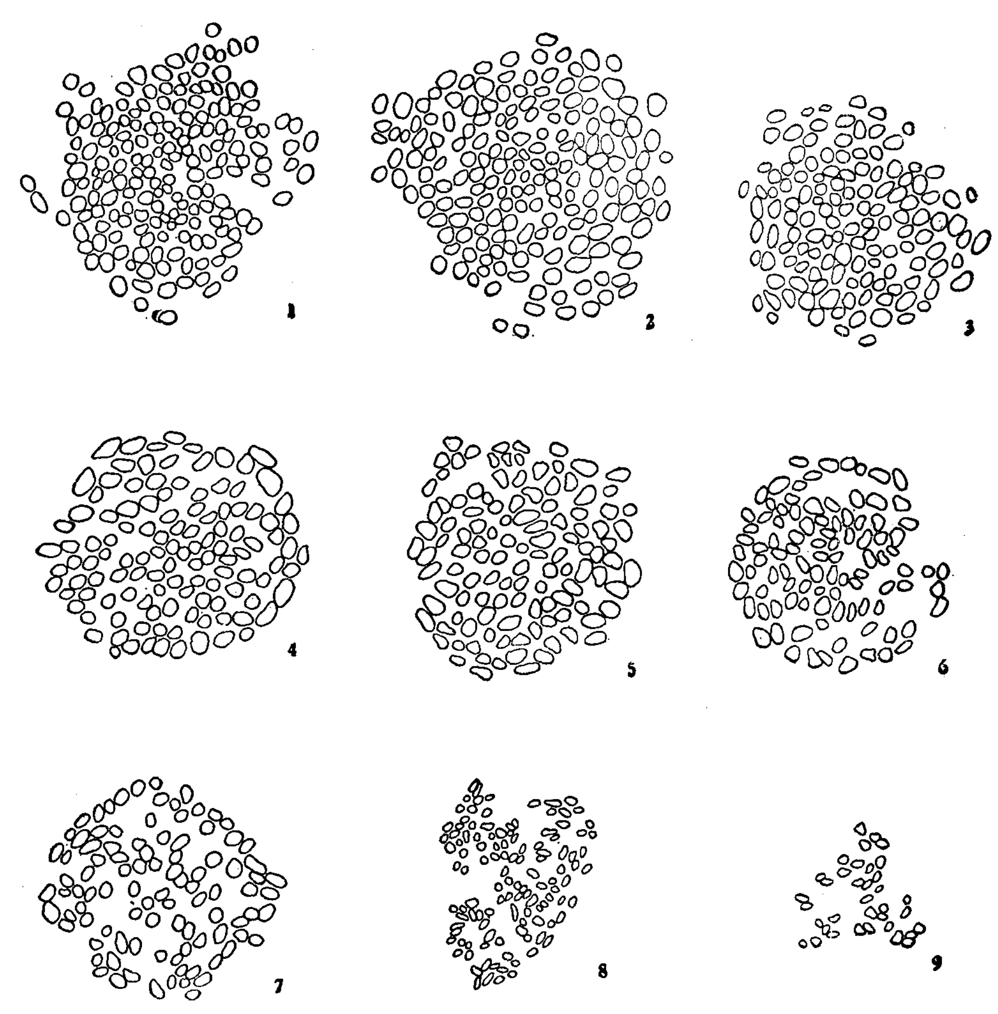


圖6 在30°C孵育4—12天蝗卵水門細胞的变化

圖中示細胞核的大小和变化：1.第4天，初長成。2.第5天，此時水門細胞在分泌水門區的表皮。3.第6天。4.第7天，这都是当水門細胞在充分成長的情形。5.第8天，在上方已可見有少數細胞核在退化。6.第9天，退化的細胞核更多。7.第10天。8.第11天，整个細胞羣呈退化狀态，細胞核已大大縮小。9.第12天，僅少數細胞存在。

(四)漿膜表皮的变化

Melanoplus differentialis 的卵在25°C孵育到第6天時漿膜層已包圍整个的卵，並在外面分泌表皮[27]。此表皮是一种複合構造，在外面的一層極薄，分泌最早，其中不含幾丁質，因帶黃棕色，故称黃表皮。黃表皮对於許多無机离子的滲透性極小，性質和昆虫体壁的上表皮類似[13,14,15]。在黃表皮裏面是一層較厚的、强韌的、其中含有纖維狀紋理的部分，顏色淺淡，称为白表皮。白表皮含有幾丁質。

我們在上文中曾提到飛蝗的卵在30°C孵育到第4天時產生漿膜表皮[1]，其实此表

皮在有些卵中孵育到第 3 天晚期時已開始產生。飛蝗的漿膜表皮和 *Melanoplus* 的一样，也分成黄表皮和白表皮兩部分，根据我們的切片材料1)，在 30°C 孵育到第 8 天的卵中，黄表皮厚为 1 微米左右，白表皮厚为 20 微米左右。不同發育期卵中的漿膜表皮厚薄不相同：从表 5 和圖 7（甲）可以看出孵育到第 4 天和第 5 天時漿膜表皮正在形成之中，第 6 天至第 8 天時最厚，以後又漸变薄。漿膜表皮的变薄据称是由於白表皮部分受了第 1 腹節附肢（胚足帶）的分泌物的作用之故[27]。

表 5　在 30°C 恆溫孵育時不同發育期蝗卵卵殼与漿膜表皮厚度的改变

孵育日數	檢查卵數	卵殼厚（微米）		漿膜表皮厚（微米）	
		範圍	平均	範圍	平均
1	4	8.0	8.0	—	0
2	3	6.0—8.0	7.2	—	0
3	2	8.0	8.0	—	0
4	6	8.0	8.0	0.2—8.0	4.0
5	6	6.0—8.0	6.4	0.2—12.0	6.0
6	17	6.0—10.0	7.2	0.2—32.0	17.6
7	10	6.0—8.0	7.2	12.0—30.0	18.8
8	9	4.0—8.0	7.2	10.0—32.0	19.6
9	11	4.0—8.0	6.4	8.0—36.0	16.4
10	6	6.0—8.0	7.2	8.0—26.0	16.0
11	10	4.0—8.0	6.8	8.0—16.0	13.2
12	8	4.0—8.0	6.4	8.0—18.0	12.4
13	3	4.0—8.0	6.0	4.0—12.0	8.0
14	2	6.0	6.0	4.0—8.0	6.0

本工作中用以下的方法測定漿膜表皮中幾丁質的含量：取孵育到一定日期的卵塊，把其中的卵粒分散，並在同一卵塊中挑选出胚胎發育期相同的卵粒，洗淨後放入烤箱（温度为 92—98°C）烤 10—12 小時，然後放入盛氯化鈣的乾燥器中使其完全乾燥。秤取其乾重量。將此乾燥的蝗卵放在盛着 5% 的 NaOH 溶液 5—10 毫升的試管中，在温度为 100°C 的水浴中加熱 1 至 2 小時。取出俟冷却後把蝗卵傾出，用剪刀沿蝗卵縱軸剪開一小縫，復放在盛着 10% 的 NaOH 溶液 5 毫升的試管中在 100°C 水浴上加熱 1

1) 此切片係以 Carnoy-Lebrunn 液所固定的蝗卵，以石蠟切片法製成。

至2小時。取出俟冷却後用細滴管洗出漿膜表皮裏面的雜質和胚胎表皮等 1)，此時漿膜表皮中应只剩下了幾丁質[32]。將漿膜表皮按次移至95%酒精，50%酒精和0.4% HCl 溶液各10分鐘，最後在蒸餾水中浸24小時。把如此处理後的表皮放在已知重量的盖玻片上，在烤箱和乾燥器中使其完全乾燥後秤取其重量。

圖7(甲)表示上述不同發育期蝗卵切片中卵壳和漿膜表皮厚度的变化，(乙)为根据上述方法所求得的不同發育期蝗卵乾重量中漿膜表皮幾丁質所佔重量的百分率。由

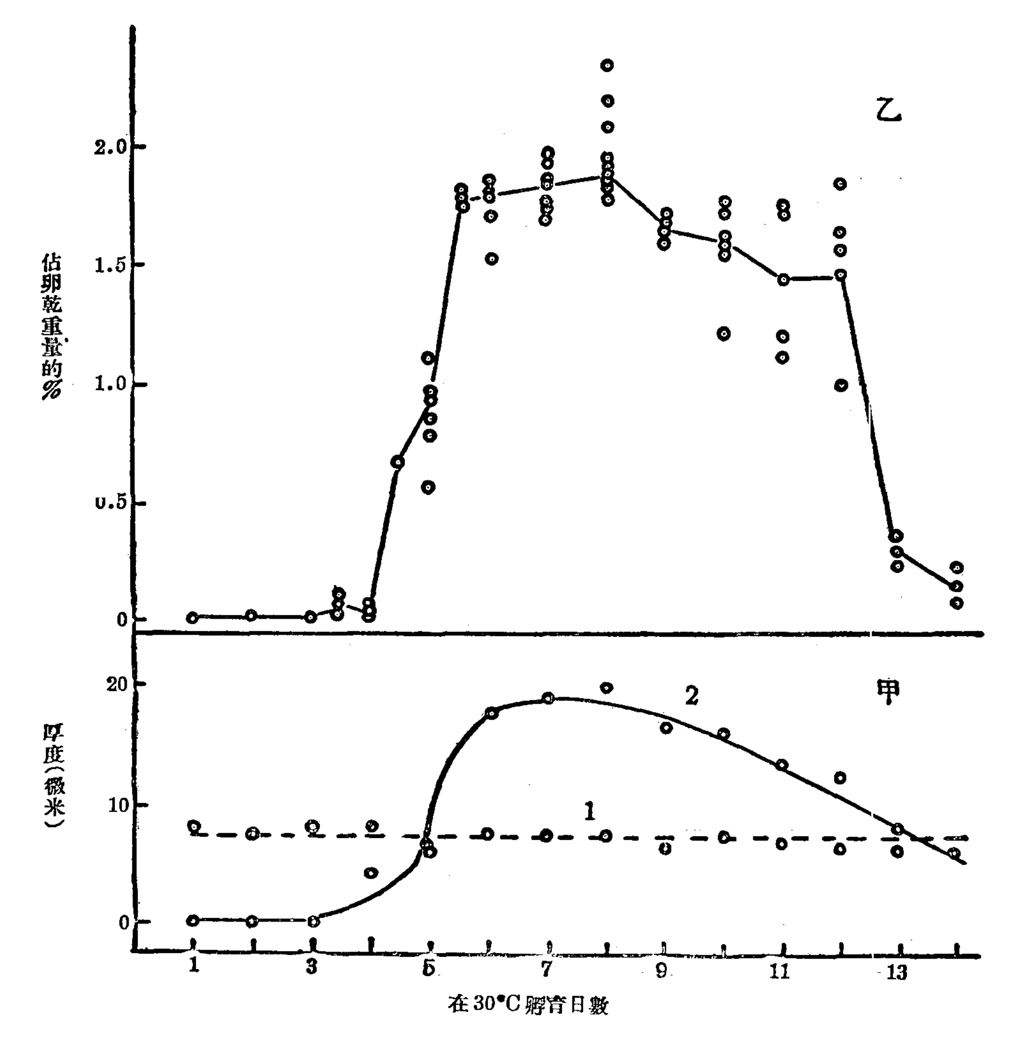


圖7 不同發育期蝗卵卵膜的变化
甲．卵壳(1)与漿膜表皮(2)厚度；乙．漿膜表皮的幾丁質含量。

1) 胚胎在轉旋後將完成顺向移動時在体表開始分泌一層很薄的、含幾丁質的表皮，在30°C孵育到第10天時此層胚胎表皮很明顯，並可看出在上面生着顺向的刺。在孵化前2天左右又在此表皮下產生另一層表皮，蝗蝻孵化時最外層帶刺的表皮便隨之脫去。

此可見漿膜表皮中幾丁質含量的变化基本上是和漿膜表皮厚薄的变化一致的。孵育到第 6 天至第 8 天時的幾丁質含量最高，一般佔卵乾重量的 1.5% 到 2.0%，自此以後逐漸下降，到第 13 和第 14 天時佔卵乾重量的 0.3% 和 0.15% 左右。此時白表皮大部分已被消化，卵包膜変得薄而脆弱。在胚胎發育期完全相同的蝗卵中漿膜表皮厚薄可有所不同 (表 5)，同一發育期蝗卵漿膜表皮的幾丁質含量也有相当大的变遷範圍。例如孵育到第 8 天的卵，其变遷範圍由 1.8% 到 2.4%，孵育至第 12 天的变遷範圍由 1.0% 到 1.8%。至於漿膜表皮在形成時环境因素的影响、如土壤中含水量与幾丁質含量的關係究竟如何現在尙未確定。

圖版1總結了上述飛蝗蝗卵在孵育時卵包膜的变化: (1)为初產卵，卵包膜只包括卵壳和卵黄膜兩部分。(2)是在 30°C 孵育到第 4 天的卵，胚胎在卵後端的腹面，卵包膜由卵壳、卵黄膜、漿膜三層組成，並在卵後端出現水門細胞。(3)是在野外越冬卵的情況，相当於在 30°C 孵育到第 6 天早期，卵包膜由外向內是卵壳、卵黄膜、漿膜表皮和漿膜。这時胚胎在羊膜腔內，其腹面为羊膜所包圍。(4)为胚胎將進行轉旋時的卵，卵包膜的構造和(3)相同，但在卵後方漿膜与漿膜表皮脫离，羊膜腔破裂，胚胎头部進入卵後端透明的液体部分。(5)为胚胎轉旋已畢的卵，相当於在 30°C 孵育到第 8 天期，胚胎所在处的卵包膜的構造由外向內为卵壳、卵黄膜(可能尙存在)和漿膜表皮; 卵前端部分的卵包膜的構造仍与(3)相同。此時水門區細胞已開始退化。(6)为胚胎發育已完成的卵，漿膜已不存在，漿膜表皮大部分已被消化，胚胎自身產生表皮，水門細胞退化。

五. 討　論

东亞飛蝗的卵無休眠現象，因此和 *Melanoplus differentialis*、*M. bivittatus* 及 *Austroicetes cruciata* 均不相同。我們已講过 *Melanoplus differentialis* 卵產後当胚胎開始發育時吸取一部分水分，後來卵進入休眠期，在此時期卵的含水量幾乎無大改変，等休眠期結束，胚胎恢復發育並進行轉旋時卵又大量吸水。*M. bivittatus* 卵的休眠期發生在胚胎轉旋之後，胚胎在轉旋前已大量吸水完畢。*Austroicetes cruciata* 卵的休眠期發生在胚胎轉旋前，並且可以延長到轉旋之後，在轉旋之前吸水一般可完成 40%。在此种類中卵虽進入休眠期，但胚胎發育仍可在緩慢進行。从这些例子中可見蝗卵在孵育过程中何時从环境中大量吸取水分係因种類而不同。飛蝗的卵在 30°C 孵育到第 4 天和第 6 天之間大量吸水，这發生在胚胎轉旋之前，似乎和 *M. bivittatus* 的情形類似。此外，就飛蝗來講，在蝗卵个体之間对於吸水的時間和程度可以有所差異; 但是这和种類的特點來作比較時重要性較小。

蝗卵的吸水和胚胎發育的關係極为密切，在水分缺乏的情况下胚胎的發育是停頓的。在此种類中为什麼必須有一定量的水分後胚胎方能進行正常的發育？其主要的原因是在於当有適量水分存在時形态發生所依仗的各种物質和能量的轉变方能活潑進行，其中以卵中原含有的营养物質的動用和各种酶系統的活動尤其需要適量水分的参加。在蝗卵的孵育过程中我們可以看出一系列物質的变化，其中脂肪的消耗和轉变佔着重要的地位。从耗氧量改变方面又可見到这是和胚胎組織的生長和分化有着相連的關係。*Locusta migratoria migratorioides* 卵在 33°C 孵育到第 3 天胚胎器官的開始分化至为顯著[32]，我們測定蝗卵在 30°C 孵育到第 4 天呼吸量迅速增加，可能是这种胚胎的發育情况的反映。

卵包膜是蝗卵的保護机構，在初產的卵中卵壳起着顯著的保護作用。其保護的机能表現在对抗机械力的損害和阻止水分的过分失散等方面。等到漿膜表皮形成後，卵壳的保護作用虽仍存在，但此時应以漿膜表皮为卵的最有效保護構造，因为当後者在充分長成時卵壳卽使被剝除，对蝗卵的成活和發育仍無多大影响。如果把卵壳和漿膜表皮作一比較時便可看出卵壳主要是由母体分泌產生的，它的保護作用是在卵的孵育初期，並且为時較短，等到卵大量吸水，体積起着顯著改变時它的作用不再重要[1)]。基於这些理由，我們可把卵壳看作是卵的初生保護机構。漿膜表皮是卵本身後來所產生，就其保護作用的效力來講远在卵壳之上[35]，是蝗卵適应环境更明顯的表現，因此可称为卵的次生保護机構。为了最後使發育完成的蝗蝻易於破卵孵化，在孵育末期漿膜表皮又大部分被消化而变薄。这時胚胎外表已產生了表皮，此構造可以承担一部分的保護作用，以減少漿膜表皮退化時可能遇到的危險。

蝗卵在孵育時的变化，最使人感到兴趣的是卵大量吸水和漿膜表皮的產生在時間上的配合。在 30°C 孵育時大量吸水發生在第 5 天，而漿膜表皮的產生虽在第 4 天或第 3 天末期已經開始，但須到第 6 天方告完成。漿膜表皮是防止卵中水分失散的有效構造，已經大量吸水的卵由於此構造適時產生之故，能够很好地保持已得的水分。在另一方面，也只有在周圍有適量的水分時蝗卵方能發育到漿膜表皮充分成長的地步。在野外比較乾燥的土中，我們也常可看到吸水飽滿、胚胎已正常發育的蝗卵，这是因为当有水分時蝗卵吸水，同時又形成能防止水分失散的漿膜表皮之故。

六. 總 結

1. 飛蝗的卵在 30°C 孵育到第 5 天時（相当胚胎發育期 VII-VIII）密度和体積的改

1) 当蝗卵大量吸水，体積起着顯著改变時在卵壳上有時可看見縱向的裂縫。

变最大，这時正当蝗卵从周圍环境大量吸取水分的時候。

2. 飛蝗的卵在初產時含水量为 50%，在 30°C 孵育到第 6 天時增加到 74%，接近孵化時成为 80% 左右。这和 *Locusta migratoria migratoria* 及 *L. migratoria migratorioides* 卵的吸水情形無大差别。

3. 蝗卵在胚胎發育時脂肪是能量的主要來源。在飛蝗初產的卵中脂肪類物質約佔乾重量的 22.37%，孵育中陸續下降，到幼蝻孵化前其中 40% 已被耗去。此時卵的乾重量較初產時減少 15—20%。

4. 蝗卵在孵育時呼吸量是不斷上升的，在 30°C 孵育第 1 天時每卵的耗氧量为 0.24 立方毫米/小時，到孵化前可增至 5.91 立方毫米/小時，其間以第 4 天、第 5 天時增加較为迅速。

5. 蝗卵的卵包膜中以卵壳和漿膜表皮的保護作用最为顯著。卵壳主要是由母体分泌，其保護作用是在孵育初期，故可称为初生保護構造，漿膜表皮由卵本身產生，其保護作用是在較晚的時期，且較卵壳更为有效，可称为次生保護構造。

6. 漿膜表皮在飛蝗卵中也分为黄表皮和白表皮兩部分。在 30°C 孵育到第 3 天末（相当於胚胎期 IV）的卵有的已開始產生漿膜表皮，但多數在第 4 天開始產生。此構造当卵孵育到第 6 天至第 8 天時充分長成，以後又逐渐变薄，以备幼蝻孵化。孵化前數天的胚胎在体外分泌表皮。漿膜表皮中幾丁質含量最高可達卵乾重量的 2% 左右。

参 考 文 献

[1] 欽俊德等 1954. 蝗卵的研究 I. 亚洲飛蝗蝗卵孵育期中胚胎形态变化的观察及野外蝗卵胚胎發育期的調查. 昆虫学報 4(4): 383。

[2] Замбин, Н. М. 1939. Холодостойкость яиц азиатской саранчи. *Защ. раст.* No. 19.

[3] Шумоков, Е. М. и Л. А. Яхимович 1950. Особенности эмбрионального развития азиатской саранчи (*Locusta migratoria* L.) в связи с некоторыми условиями внешней среды. *Зоол. журнал* 29 (4): 327—340.

[4] Birch, L. C. and H. C. A. Andrewartha 1942. The influence of moisture on the egg of *Austroicetes cruciata* Sauss. with reference to their ability to survive desiccation. *Australian Journ. Expt. Biol. Med. Sci.* 20:1—8.

[5] Beament, J. W. L. 1946. The formation and structure of the chorion of the egg in an Hemipteran, *Rhodnius prolixus*. *Quart. Journ. Micr. Sci.* 87: 393—439.

[6] Bodine, J. H. 1929. Factors influencing the rate of respiratory metabolism of a developing egg. *Physiol. Zool.* 2: 459—482.

[7] ———— 1946. Uric formation in the developing egg of the grasshopper. *ibid.* 19:45—58.

[8] ———— and W. A. Robbie 1943. Physiological characteristics of the diapause grasshopper egg. II. Changes in density and weight during development. *ibid.* 16: 279—287.

[9] ———— and W. L. West 1953. Carbohydrate metabolism of the developing egg and embryo,

Biol. Bull. 104:1—11.

[10] Boell, E. J. 1935. Respiratory quotients during embryonic development. *Journ. Cell. & Comp. Physiol.* 6:369—85.

[11] Buxton, P. A. 1932. Terrestrial insects and the humidity of the environment. *Biol. Rev.* 7:275—320.

[12] Hill, D. L. 1945. Carbohydrate metabolism during embryonic development (Orth.). *Journ. Cell. & Comp. Physiol.* 25:205—216.

[13] Jahn, T. L. 1935. Nature and permeability of the grasshopper egg membranes. I. The EMF across membranes during early diapause. *Journ. Cell. & Comp. Physiol.* 7:23—46.

[14] ———— 1935. Nature and permeability of the grasshopper egg membranes. II. Chemical composition of membranes. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 33:159—63.

[15] ———— 1936. Nature and permeability of the grasshopper egg membranes. III. Changes in electrical properties of the membranes during development. *Journ. Cell.* 8 *Comp. Physiol.* 8:289—300.

[16] Korschelt, E. 1887. Zur Bildung der Eihuellen, der Mikropylen und Chorionanhaeuge bei den Insekten. Nova Acta Kaiserlich Leopold.-Carol. Deutsch. Akad. Naturforsch. LI.

[17] Matthee, J. J. 1948. Pore canals in the egg membranes of *Locustana pardalina* Walk. *Nature*, 162:226.

[18] Needham, J. 1925. The metabolism of the developing egg. *Physiol. Rev.* 5:1.

[19] ———— 1942. Biochemistry and morphogenesis. Cambridge Univ. Press.

[20] Richards, A. G. 1951. The integument of arthropods. Univ. Minnesota Press.

[21] Roonwal, M. L. 1936. Growth-changes and structures of the egg of *Locusta migratoria migratorioides*. *Bull. ent. Res.* 27:1—14.

[22] ———— 1936—37. Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides*. I. The early development, with a new theory of multiphased gastrulation among insects. II. Organogenesis. *Phil. Tans. Roy. Soc. London* Ser. B. 226: 391—421, 227:175—224.

[23] Rothstein, F. 1952. Biochemical changes during the embryonic development of the Japanese beetle, *Popillia japanica*. *Physiol. Zool.* 25:171—178.

[24] Salt, R. W. 1949. Water uptakes in eggs of *Melanoplus bivittatus*. *Canadian Journ. Res.* 27:236—242.

[25] ———— 1952. Some aspects of moisture absorption and loss in eggs of *Melanoplus bivittatus*. *ibid.* 30:55—82.

[26] Slifer, E. H. 1930. Insect development. I. Fatty acids in the grasshopper egg. *Physiol. Zool.* 3:503—18.

[27] ———— 1936—37. The origin and fate of the membranes surrounding the grasshopper egg; together with some experiments on the source of the hatching enzyme. *Quart. Journ. Micr. Sci.* 79:493—506.

[28] ————1937—38. The formation and structure of a special water-absorbing area in the membranes covering the grasshopper egg. *Quart. Journ. Micr. Sci.* 80:437—457.

[29] Snodgrass, R. E. 1935. Principles of insect morphology. McGraw-Hill.

[30] Tirelli, M. 1931. Il comportamente der glicogeno durante lo sviluppo embryonale del *Bombyx mori*. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.* 15:148—58.

[31] Trowbridge, C. and J. H. Bodine 1940. Nitrogen content and distribution in eggs of *Melanoplus differentialis* during development. *Biol. Bull.* 79:452—58.

[32] Tsao, C. H. and A. G. Richards 1952. Studies on arthropod cuticle. IX. Quantitative effects of diet, age, temperature and humidity on the cuticle of five representative species of insects. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 45:585—99.

[33] Uvarov, B. P. 1938. Locusts and grasshoppers.

[34] Wigglesworth, V. B. 1950. The principles of insect physiology. Methuen.

[35] Williams, M. 1933. The tensile strength of a developing egg. *Anat. Rec.* 57:suppl., p. 54.

STUDIES ON THE LOCUST EGG. II. DEVELOPMENTAL CHANGES OF THE LOCUST EGG DURING INCUBATION AND THEIR POSSIBLE PHYSIOLOGICAL SIGNIFICANCES

CHIN CHUN-TEH, QUO FU, CHAI CHI-HUI, CHENG CHU-YING,
SHA CHA-YUN & CHAN TAK-MING

(Institute of Entomology, Academia Sinica)　　*(Peking University)*

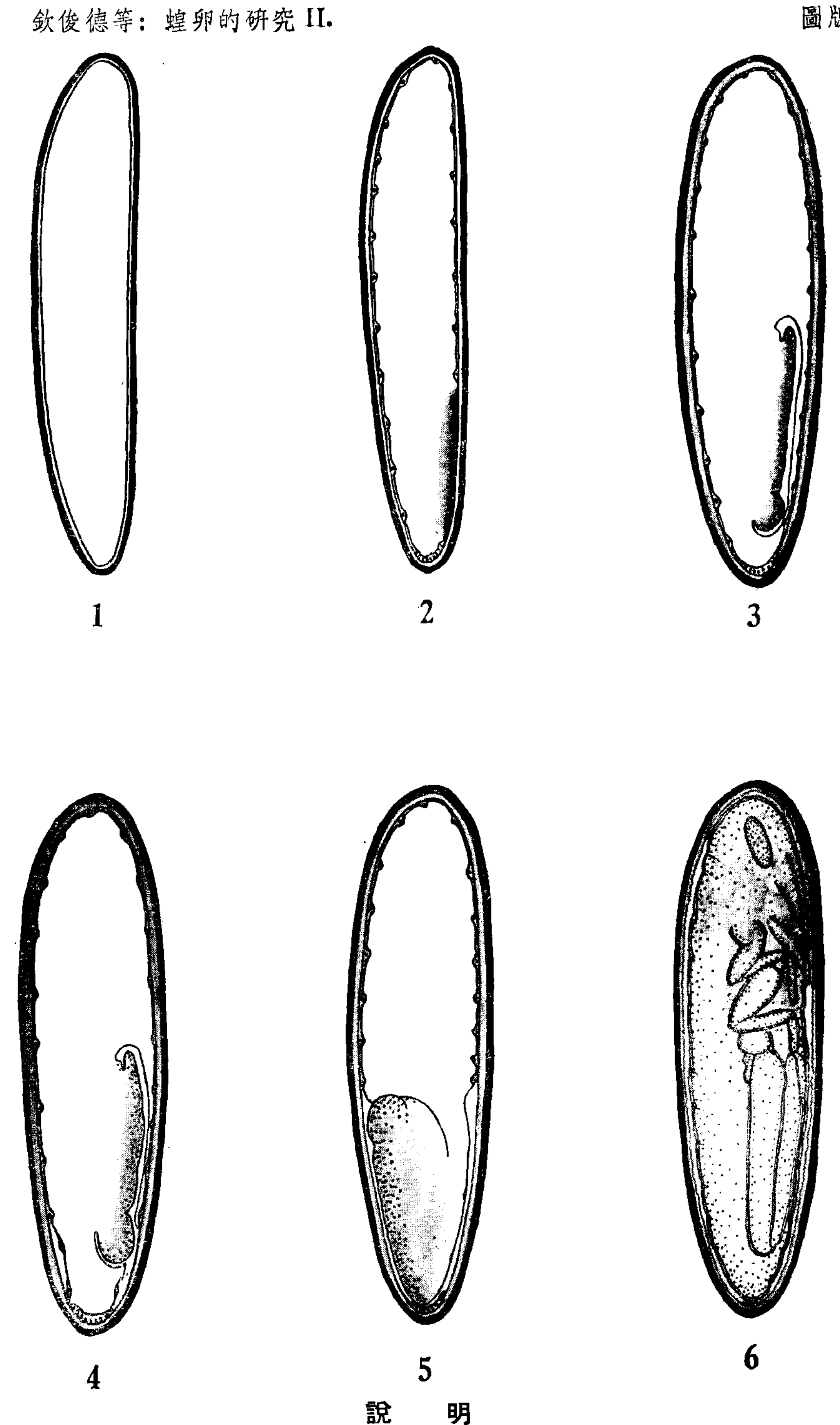
When incubated at a constant temperature of 30°C, the eggs of the oriental migratory locust, *Locusta migratoria manilensis* Meyen, were observed to absorb a maximum amount of water from their surrounding environment on the 5th day or thereabout since they were laid. The water content of the newly-laid eggs was about 50% of their total weight, and it rose to 74% on the 6th day when the embryos were going to start revolution or blastokinesis. During katatrepsis additional water may be absorbed, so that before hatching the water content of the eggs is about 80%. Hence there is no great difference between the mode of water absorption in this species and that of the African migratory locust, *L. migratoria migratorioides* R. & F. [23], but it is quite different from that of *Melanoplus differentialis* Thos., as revealed by the data of Bodine [6,8] and Slifer [28].

The absorption of water led to conspicuous changes in volumes and densities of the developing eggs. Eggs incubated in moistened soil were observed to double or triple their volumes when the maximum amount of water had been absorbed and their densities were correspondingly decreased. Though the true cause of absorbing such a large amount of water in a relatively short period is not clear, these changes may be regarded as indications for alteration in the nature of the "morphogenetic substratum" and are pre-requisite for the normal development of the embryo.

The reduction of dry materials in the egg during development was estimated to be roughly 15—20% of the original; and the utilization of lipids and the increase in respiratory rate were determined. It was found that 40% of the lipids contained in the newly-laid egg was used up when the embryo had fully developed. Since egg diapause is lacking in this species [1], the course of change in the rate of respiratory metabolism is quite different from that of *Melanoplus differentialis* [8].

The growth of the embryo and the changes in the physical and chemical properties of the

developing egg may alter to a certain extent the capacity to resist the act of unfavourable environment, but the changes in the egg membranes seem to be especially important in this respect. The chorion and the serosal cuticles are the essential protective structures; they protect the egg from mechanical injuries and serve as the barriers to water loss. Newly-laid eggs are protected by the chorion, and its protective function seems to be taken over afterwards by the serosal cuticles which are secreted by the serosa. The secretion of the serosal cuticles in the developing eggs started on the 4th day (some at the end of the 3rd day) when incubatde at 30°C, and the maximum thickness was observed to have been reached from the 6th day to the 8th day. At that time the chitin content of the cuticle is about 2% of the dry weight of the egg. It was found that most of the eggs overwintering in the field contained embryos of the same developmental stages as those incubated at 30°C for 6 days; therefore they must possess fully developed protective structures. It is seen that the chorion is secreted by the mother follicular cells but the serosal cuticles are formed by the egg itself; therefore the former is proposed to be called the primary protective structure and the latter the secondary one. Regarding their functions the latter is more effective than the former. After the 10th day of incubation at 30°C the inner part of the serosal cuticles was observed to start dissolution and the embryo would secrete a layer of cuticle on its own outer surface. It is assumed that the protective function of the chorion and serosal cuticles is partly taken over by this embryonic cuticle.



說　明

飛蝗蝗卵在孵育時卵包膜的变化

1. 初產卵； 2. 在 30°C 孵育到 3 天時的卵； 3. 野外越冬卵； 4. 胚胎將行轉旋的卵； 5. 胚胎轉旋已畢，相当於在 30°C 孵育到 8 天的卵； 6. 胚胎發育已完成的卵。圖中有暗影的部分是胚胎，卵的方位是卵的前端在上面，卵的腹面向右。詳細說明見 55 頁本文。